BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
2e Série — Tome 39 — N° 5, 1967 (1968), pp. 898-907

LE COMPORTEMENT SEXUEL D'UNE ARAIGNÉE ARGIOPIDAE MALGACHE À GRAND DIMORPHISME SEXUEL : GASTERACANTHA VERSICOLOR *WALCK.* *(Araneidae)*

Par Michel EMERIT

Introduction

Les phénomènes de la vie sexuelle des Aranéides sont maintenant bien connus, surtout depuis les travaux de Th.. H. Montgomery (1903), R. W. G. Hingston (1922), G. H. Locket (1923), W. S. Bristowe (1926), etc. et en particulier ceux de U. Gerhardt (de 1911 à 1933). Actuellement, signalons les études de A. J. Alexander, J. A. L. Cooke, M. Crome, M. Grasshoff, P. J. Helsdingen, K. Proszynski, J. G. Rempel, T. H. Savory, L. Vlijm...

A l'exception d'un travail de Th. H. Montgomery en 1903 sur l'accouplement de *Micrathena* Sundevall, aucune autre étude n'a encore été faite sur la biologie sexuelle et la structure détaillée de l'appareil copulateur chez les *Gasteracanthidae* ; ce groupe d'*Araneidae Argiopidae* est pourtant fort intéressant en raison de son remarquable dimorphisme sexuel. Les mâles de nombreuses espèces ne sont d'ailleurs pas encore connus, étant passés inaperçus en raison de leur petite taille et de leur aspect discret (il est facile de les confondre avec une pelote alimentaire laissée par la femelle sur la toile). J'ai ainsi trouvé pour la première fois les mâles de certaines espèces malgaches : *Gasteracantha thorelli* Keyserling, *Acrosomoides acrosomoides* Cambr., *Isoxya reuteri* Lenz. Ces mâles seront décrits dans un travail en cours.

En outre, j'ai eu la chance de pouvoir observer, le 12 décembre 1966, une succession de trois appariements de la même femelle de *Gasteracantha versicolor* Walck, provenant d'un élevage suivi à Montpellier depuis la ponte. La seule représentation que l'on ait d'un appariement de *Gasteracantha* a été donnée en 1959 par F. Chrysanthus, et elle ne correspond pas exactement à la réalité, nous en verrons plus loin la raison.

Structure de l'appareil copulateur

Si chez les Néphiles (Argiopidae à mâles nains) les bulbes copulateurs se sont modifiés secondairement, ceux des Gastéracanthes par contre, ont conservé le maximum de complexité. Ce caractère, souligné par

L. Berland (1932, p. 277) se retrouve sur les figures 1 et 2 représentant les bulbes copulateurs de *Gasteracantha versicolor*, en turgescence.

L'épigyne de la femelle (fig. 3) est rudimentaire et réduit à un simple crochet sans ornementation. Il ressemble à ceux de toutes les autres espèces de Gastéracanthes, de sorte qu'il est impossible de se servir ici de la morphologie de cet organe comme critère systématique.

L'accouplement

Dans ce qui suit, je désignerai par :

— *accouplement :* l'ensemble des phénomènes accompagnant et entraînant l'émission du sperme par le mâle et son introduction chez la femelle.

— *préliminaires :* l'ensemble du comportement des deux animaux avant l'acceptation du mâle par la femelle.

— *appariement :* la posture prise par le mâle et la femelle en train de copuler.

— *copulation :* l'introduction des bulbes dans la fente génitale de la femelle.

— *introduction du sperme chez la femelle :* le terme de « fécondation » est à proscrire ici, et ne doit conserver que sa signification cytologique. Bien qu'ayant pondu le 14.2.67, deux mois après l'accouplement, notre gastéracanthe n'a pas dû être fécondée, les œufs ne s'étant pas développés.

L'accouplement observé chez *G. versicolor* s'est produit deux jours après la septième mue suivant l'éclosion (entre les stades 6 et 7).

J'ai ainsi observé, dans la nuit du 12 décembre 1966, de 17 h. 55 à 01 h 20, une série de trois appariements avec un mâle issu de la même ponte, ainsi qu'une tentative manquée d'un quatrième appariement. Il y en a peut-être eu d'autres après, mais tout était fini à 8 heures, car à 9 heures, la femelle avait tissé sa première toile géométrique d'adulte, et ce travail, je l'ai souvent vérifié, demande une heure pour être exécuté. Les préliminaires ont été bien observés lors des deux derniers appariements.

La femelle était soumise aux assiduités de quatre mâles matures, dans une cage constituée par un vivarium de 12 × 24 × 17 cm, à fond de terre humide, et éclairé par une lampe de 40 w située à 20 cm du plafond de verre de la cage. Une des vitres latérales du vivarium était remplacée par une paroi de mousseline.

La position des animaux a rendu possible une observation à la loupe binoculaire, observation dont la minute a été enregistrée sur magnétophone.

Préliminaires

Les préliminaires se décomposent en *remplissage des bulbes, tentatives et danses d'approche,* et *mise de la femelle en condition.*

— Le remplissage des bulbes n'a pu être observé. Peut-être est-il en relation avec un comportement des mâles de l'élevage qui se massent le côté externe des bulbes copulateurs avec la face interne des tibias de p1. Il n'est pas indispensable d'ailleurs à la poursuite des préliminaires, comme l'a démontré J. S. ROVNER en 1966 pour *Lycosa rabida.*

— Tentatives d'approche. Selon J. MILLOT (1946), les femelles d'Orbitotèles sont placées près de ♂ après avoir subi leur dernière mue, elles sont détectées selon un processus olfactif. Pour ma part, j'ai observé d'indiscutables tentatives d'approche de la toile géométrique de la femelle au stade 6 (avant la mue de maturité), mais les mâles étaient impitoyablement chassés dès qu'ils touchaient la périphérie de l'aire de capture. J'ai même vu dans la nature des mâles à la lisière de toiles de femelles encore plus jeunes (nymphe 5). Il est difficile de dire si c'est la femelle qui fait alors l'objet de l'attraction des mâles ou sa toile géométrique, sur laquelle ceux-ci peuvent trouver leur subsistance.

La réussite de l'appariement dépend donc uniquement de « l'acceptation » du mâle par la femelle.

L'instinct d'accouplement n'apparaît donc chez la femelle que quand son appareil génital est mûr, ce qui est en relation avec le développement de l'épigyne. Par contre, cette maturité n'est pas nécessaire pour attirer le mâle.

Même lorsque la femelle est accouplée, les autres mâles multiplient les tentatives d'approche. Ils vont jusqu'à toucher celle-ci, qui les repousse d'un mouvement vif de ses pattes.

Lors des préliminaires, le mâle se tient sur un fil adjacent à la toile principale. Il fait dans le vide, des moulinets alternatifs vifs avec sa deuxième paire de pattes, comme s'il boxait, puis se replie brusquement en arrière, d'un mouvement élastique qui évoque un ressort se détendant. Il reste une fraction de seconde immobile, puis recommence. Durant ce comportement, analogue à celui de tous les autres mâles présents, la femelle reste parfaitement immobile. Elle n'en reçoit pas moins les vibrations du fil, transmises par le corps et les deux dernières paires de pattes du mâle.

Celui-ci s'approche insensiblement, de sa partenaire par saccades, lui touche une patte de l'extrémité de sa p1, et, même si celle-ci ne réagit pas, s'enfuit précipitamment. Il recommence plusieurs fois ce manège en alternant ou non avec des épisodes d'agitation des pattes. L'accostage peut se faire aussi bien de face que de dos, et à chaque fois, il en profite pour fixer prestement un fil de rappel sur le fil sur lequel se tient la femelle. Au bout d'un certain temps, est construit un véritable « pont d'amour » formé de plusieurs travées rayonnantes, auxquelles s'adjoignent quelques traverses.

Lors des observations du 12 et du 22 décembre, la toile principale était irrégulière. Je doute que chez les Gastéracanthes, l'accouplement se fasse aussi sur une toile géométrique, comme c'est le cas chez les Néphiles.

Signalons que, même en dehors des préliminaires, le mâle ne cesse de tendre des fils, irrégulièrement disposés en tous points de la cage, pen-

dant ses périodes d'activité. Ce faisant, il détruit tous les autres fils rencontrés sur son chemin, les hache avec ses chélicères, en fait une boulette qu'il digère.

A un moment donné, la femelle, se départissant de son immobilité, s'avance sur le « pont d'amour » vers l'un des mâles en position d'approche ; les deux partenaires sont face à face, inversés ; la femelle se cambre légèrement sur ses pattes de derrière ; le mâle avec la rapidité de l'éclair, se précipite, les bulbes en avant, passe sous elle, et se rabat à la perpendiculaire. Il est accouplé.

Ce comportement, selon U. M. Gerhardt, est caractéristique des *Argiopidae* (qu'il nomme *Araneidae*). Il est loin d'être passif, sans que cela implique le choix d'un mâle déterminé.

L'appariement

Durant l'appariement, la femelle se tient inversée sur sa toile, qu'elle agrippe avec ses quatre paires de pattes droites et ses trois premières paires de pattes gauches. Les pédipalpes restent libres. p4 gauche tient le fil de rappel qui part des filières en divergeant nettement du reste de la toile.

Le mâle repose perpendiculairement à la femelle, son sternum plaqué sur la face antérieure du tubercule génital de celle-ci. Ce tubercule (nomenclature de E. Simon) lui sert de support.

L'avant de son céphalothorax touche la pointe postérieure du sternum de la femelle. Ses deux p1, largement écartées, s'agrippent par leurs griffes à la face inférieure des fémurs de la troisième paire de pattes de la femelle, les p2 touchant l'arrière de l'abdomen de celle-ci.

Quant aux p3 et p4 du mâle, elles sont redressées et servent à tenir le fil de rappel qui attache le mâle à sa position de repli (en réalité, il y a deux fils de rappel, convergeant vers l'arrière en un biseau très allongé, tendu entre les filières et p4 droite, l'autre entre les filières et p4 gauche. Cette disposition rappelle celle que U. Gerhardt a observée chez les *Cyrthophora*, *Argiopidae* à grand dimorphisme sexuel. Elle diffère du type des *Microthena* décrit par R. Montgomery en 1903. Dans ce dernier cas le mâle est déjeté sur le côté de l'abdomen de la femelle et ne se sert pas du tubercule génital, pourtant bien développé. Parmi toutes les araignées observées par l'auteur, seule *Micrathena* s'apparie ainsi. Bien que ce dessin donné par R. Montgomery soit fort mauvais (le mâle apparié n'est pas à la même échelle que la femelle), bien qu'il puisse paraître surprenant que de toutes les araignées connues, seule, *Micrathena*, présente ce type de position des partenaires, je ne mettrai pas en doute *a priori* la valeur de ces observations.

Le couple de *G. theisi* dessiné par F. Chrysanthus en 1959 semble appartenir à ce type (mâle rabattu contre la femelle et déjeté sur le côté), mais il s'agit de 2 échantillons de Muséum conservés dans l'alcool depuis longtemps, et dont les rapports ont pu se modifier.

En résumé, si l'on s'en réfère aux deux seules espèces observées sur le vivant, il existe une différence profonde entre le type « dissymétrique »

des *Micrathena* et le type « symétrique avec appui sur le tubercule abdominal » de *Gasteracantha.*

Ce tubercule abdominal est un véritable organe de coaptation, en relation avec le grand dimorphisme sexuel. Il est significatif que les *Isoxya*, au sein des *Gasteracanthidae*, ne le présentent pas. Or le dimorphisme sexuel des mâles de ce genre est faible. Le tubercule des *Glyphica* (autre *Gasteracanthidae*) est rudimentaire, or les mâles de *Glyphica* sont relativement gros. Tous les Aranéides à grand dimorphisme sexuel ne le présentent pas, mais, dans ce cas, le mode d'accouplement est souvent différent : chez la Néphile par exemple, R. W. P. Hingston en 1922 et B. Charézieux en 1960 montrent que le mâle, dont l'axe est parallèle à celui de la femelle, s'agrippe à elle par toutes ses pattes, qui sont longues et grêles.

Durée de l'appariement

Les trois appariements successifs observés le 12 décembre ont duré respectivement : 4 h 45, 5′, 25′, et étaient séparés par des intervalles successifs de 65′, 10′, 40′ (après lesquels une tentative de quatrième appariement a été observée). Leur durée est donc très variable, mais peut être fort longue, d'autant plus que pour le premier appariement, les partenaires étaient déjà unis en début d'observation. A titre de comparaison, chez la Néphile, l'union des sexes ne dure que quelques secondes.

Introduction des bulbes ou copulation

Au cours de l'appariement de 4 h 25′, l'introduction du bulbe ne s'est faite qu'à certains moments, séparés par des périodes où le mâle est en état d'immobilité absolue.

Chronologie des périodes d'activité ou de repos du mâle :

t = 0. Début d'observation.

t = 35′. Fin de la première copulation.

t = 125 à 155′. Deuxième période de copulation.

t = 265 à 275′. Troisième période de copulation et dégagement du bulbe.

Le mâle, lors d'une période d'appariement, introduit toujours le même bulbe, ici le gauche. On ne voit de l'opération qu'un haematodocha qui fait saillie unilatéralement sur le côté sous forme d'un cône jaune translucide.

Cette particularité, selon U. Gerhardt, est propre aux *Argiopidae* (1926, p. 58) chez qui elle constitue une règle sans exceptions.

La copulation s'accompagne de mouvements discrets du céphalothorax du mâle, suivis de temps à autre d'un petit basculement de l'opistosoma. Il est difficile de dire si ces mouvements sont liés obligatoirement à l'introduction du style, ou à plusieurs introductions successives. On ne voit en effet du pédipalpe que la base du fémur, le mâle étant profondément enfoncé dans le repli génital de la femelle. D'après

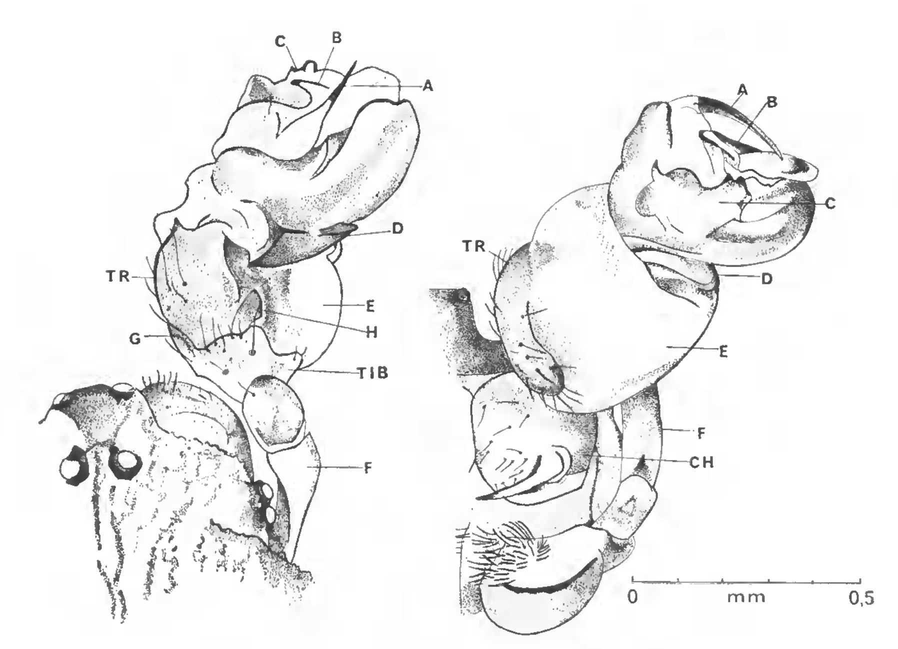


Fig. 1. — Bulbe copulateur de *Gasteracantha versicolor* Walck. Spécimen N° 2645, fixé pendant la copulation le 22.5.65. Mâle au stade 4, ayant exuvié depuis peu, récolté dans les reboisements d'Eucalyptus, de l'Angavokely (Madagascar, km 35 route de Tamatave). Vue dorsale.

A = Style = Embolus ; B = Apophyse terminale ; C = Apophyse médiane ; D = Apophyse basale ; E = Hematodocha basal ; TR = Tarse ; Tib. = Tibia (et ses 2 trichobothries) ; G = Apophyse interne du tibia ; H = Apophyse externe du Tarse = paracymbium ; F = Fémur ; CH = Chélicère.

Fig. 2. — *Id.*, vue ventrale (mêmes légendes que pour la fig. 1).

U. Gerhardt (1926, p. 60), la copulation est très brève chez les *Argiopidae* : « ... dass die Dauer der Begattung (von Araneiden) überall sehr kurz ist, stellt gleichfalls einen einheitlichen Familiencharakter dar. Sie beträgt im kürzesten Fall... etwa 5-10 Sekunden, im längsten von mir beobachteten 3 Minuten ».

Ici, les mouvements du céphalothorax se succèdent toutes les deux ou trois secondes, alternant avec des périodes de repos d'une durée équivalente.

Au cours des deux premières périodes d'activité, le mâle se sert uniquement de ses p1 et p2 pour s'arc-bouter, les p3 et p4 étant dressées en l'air, mais lors de la dernière période, les deux dernières paires de pattes se cramponnent au tubercule génital de la femelle.

Comportement de la femelle lors de l'appariement

Lors des périodes d'activité du mâle, la femelle est immobile, agitée seulement de temps à autre de petits tremblements de tout son corps, comme si elle était parcourue de frissons brefs.

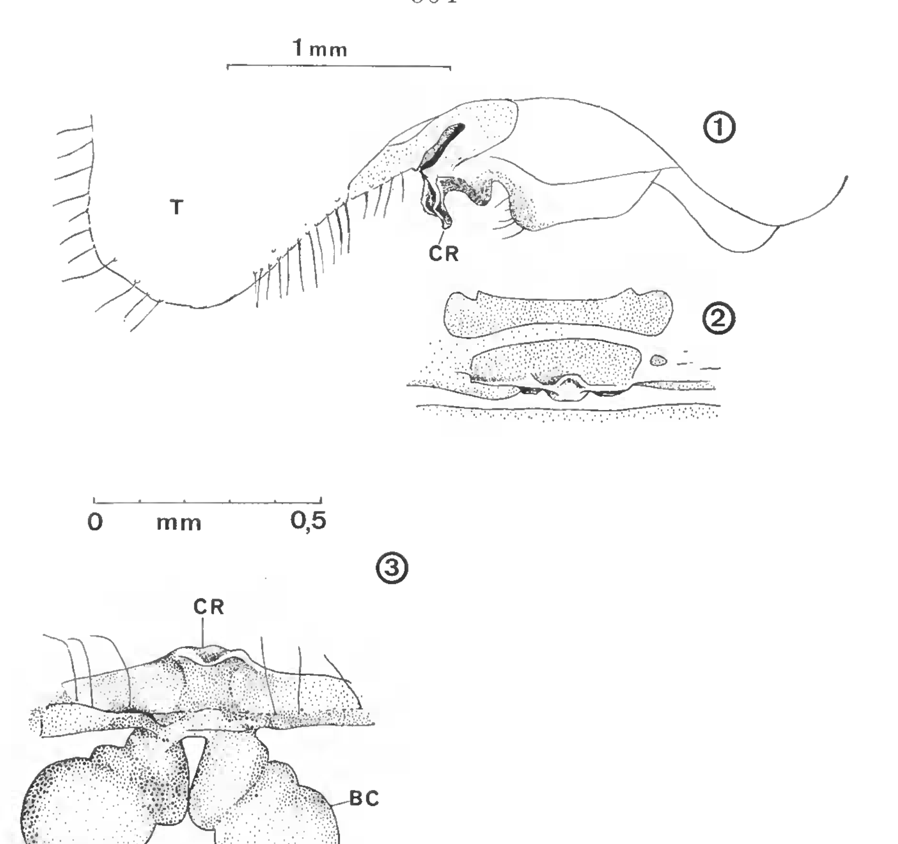


Fig. 3. — Epigyne de la Femelle de *G. versicolor* stade 7.
(1) vue latérale ; (2) vue ventrale ; (3) dissection du spécimen n° 2004, pondeuse, fixée le 11.11.63, 10 jours après la ponte. Présentation selon un plan perpendiculaire à la surface ventrale de l'abdomen.
Cr = crochet de l'épigyne ; BC = Bourse copulatrice.

Quand le ♂ est inactif, bien qu'apparié, elle peut se déplacer sur sa toile en le véhiculant, agite ses pédipalpes, et chasse impitoyablement les autres prétendants qui tentent des approches. Elle ne cherche nullement à se débarrasser de son partenaire, qu'elle pourrait pourtant aisément atteindre avec ses pattes postérieures.

Notons ici un curieux comportement, observé à deux reprises (lors du premier et du troisième appariement du 12 décembre) : la femelle touche doucement le côté droit ou gauche du dorsum opisthosomien du mâle avec les griffes tarsales de sa p3 du même côté. Pendant la copulation proprement dite, elle la maintient appliquée contre son partenaire. Jusqu'ici, on avait décrit de semblables attouchements chez les Araignées, mais venant du mâle.

Il ressort de tout cela que la modification du comportement normal de la femelle se fait en deux étapes : la première où, seul, le réflexe de capture est inhibé, mais non celui de défense, et où la femelle reste active, la seconde, où elle s'immobilise, sans que cela paraisse différer de l'immobilisation réflexe normale.

Vers la fin de l'appariement, le « réveil » de la femelle est progressif. C'est ainsi que 40' avant le dégagement du mâle, il s'est produit pour la première fois une sécrétion abondante de salive, émission accompagnée de mouvements des chélicères jusqu'alors immobiles.

Lorsque la femelle appariée chasse un autre mâle qui s'approche, elle ne présente pas ces secousses caractéristiques qui précèdent une capture de proie, ou l'approche d'un mâle avant l'accouplement.

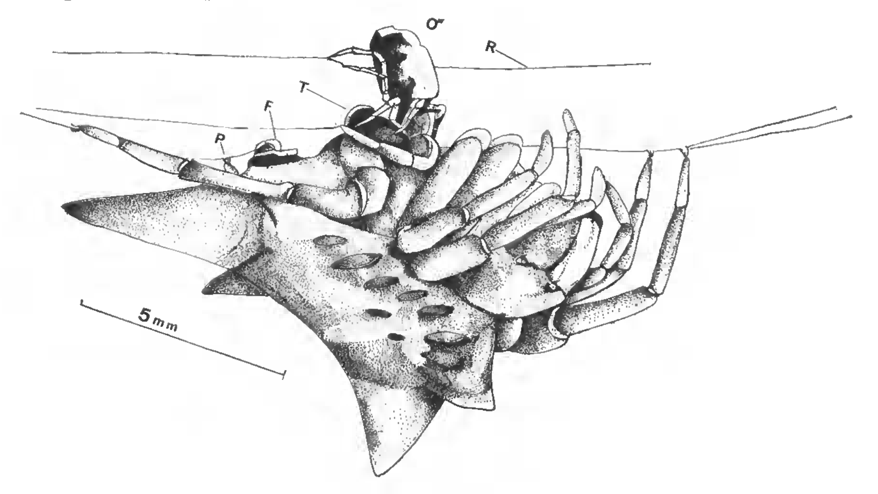


Fig. 4. — Appariement de *G. versicolor* (d'après une photo originale).
T = Tubercule génital ; F = filières ; P = extrémité de P4 de la femelle ; R = fil de rappel du mâle.

Dégagement du male

Il est foudroyant. Le mâle retire d'un coup son bulbe et se laisse tomber, tout comme lorsqu'il est inquiété en temps normal. Il est retenu par la garde de son fil de rappel, et, après une oscillation de trapèze, remonte le long de ce fil. Il émerge ainsi à quelque distance de la femelle sur la toile de celle-ci, à l'endroit où le fil de rappel a été attaché, et s'éloigne sans être poursuivi.

Conclusion

L'accouplement de *Gasteracantha versicolor* (Walck), tout en étant de type général classique des *Argiopidae*, présente des originalités, en relation avec le grand dimorphisme sexuel et le peu de développement des pattes du mâle.

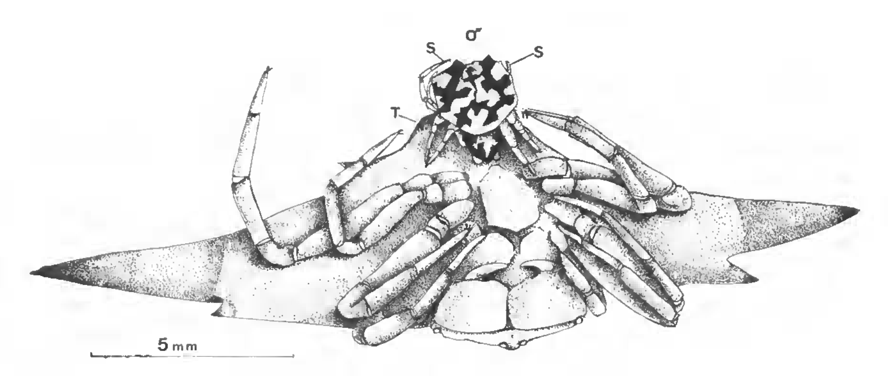


Fig. 5. — *Id.*, vue frontale (d'après une photo originale).
T = tubercule génital ; S = extrémités des P4 du mâle.

Il est classique par le comportement de la femelle, les manœuvres d'approche du mâle, l'attitude générale des partenaires appariés, l'introduction d'un seul bulbe, restant le même pendant tout un appariement.

Il est original par sa longue durée, et par le rôle que joue le tubercule génital.

Bien que l'introduction du style ne puisse être vue directement, il est difficile d'admettre qu'il n'y ait eu que deux copulations, de durée très courte, comme cela est le cas chez les *Micrathena* observées par R. Montgomery. Il est logique d'admettre qu'il y a au moins *une* copulation par période d'activité du mâle apparié, ce qui nous ramène à la troisième catégorie du classement des copulations d'*Argiopidae* par U. Gerhardt (1926, p. 58).

Enfin, la structure du bulbe copulateur du mâle, très complexe, ne présente aucune régression, et évoque le type *Araneus* ; le contraste entre cette complexité du bulbe et la simplification de l'épigyne met une fois de plus en défaut la théorie de la « coaptation » des appareils copulateurs chez les Aranéides.

Laboratoire de Zoologie (Pr. Legendre),
Faculté des Sciences, Montpellier,
Laboratoire de Zoologie (Arthropodes),
Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

BIBLIOGRAPHIE

Berland, L., 1932. — Les Arachnides. Lechevalier, Paris, pp. 1-485.

Charezieux, B., 1961. — Contribution à l'étude du comportement sexuel de l'Argiopidé *Nephila madagascariensis* observé dans son pays d'origine. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **86**, 2-3, pp. 371-379.

Chrysanthus, F., 1959. — Spiders from south New Guinea II. *Nova Guinea N.S.*, **1**., pp. 197-206.

Hingston, R. W. G., 1932. — The giant wood spider (*Nephila madagascariensis*), IV. Amours. *J. Bombay Nat. Hist. Soc.*, **29**, pp. 70-76.

Gerhardt, U., 1921. — Vergleichende Studien über die Morphologie des männlichen Tasters und die Biologie der Kopulation der Spinnen. Versuch einer zusammenfassenden Darstellung auf Grund eigener Beobachtungen. *Arch. Naturg.*, **87**, pp. 78-247.

— 1921. — Neues über Bau und Funktion des Tasters der Männlichen Spinnen. *Veh. deuts. zool. Ges.*, **26**, pp. 56-58.

— 1923. — Weitere sexual-biologische Untersuchung an Spinnen. *Arch. Naturg.*, **89**, 10, pp. 1-225.

— 1925. — Neue sexualbiologische Spinnenstudien. *Z. Morphol. Okol. Tiere*, **3**, pp. 567-618.

— 1926. — Weitere Untersuchungen an einheimischen und ausländischen Spinnen. *Ibid.*, **6**, pp. 1-77.

— 1927. — Neue biologische Untersuchungen an einheimischen und ausländischen Spinnen. *Ibid.*, **8**, pp. 96-185.

— 1933. — Neue Untersuchungen zur Sexualbiologie der Spinnen, insbesondere an Arten der Mittelmmerländer und der Tropen. *Ibid.*, **27**, pp. 1-75.

Millot, J., 1946. — Sens chimique et sens visuel chez les Araignées. *Ann. Biol.*, **22**, 1-3, pp. 1-21.

Montgomery, Th. H., 1903. — Studies on the habits of Spiders, particulary those of the mating period. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philad.*, **55**, pp. 59-149.

Rovner, J. S., 1966. — Courtship in Spiders without prior sperm induction. *Science, U.S.A.*, **152**, n° 3721, pp. 543-544.